

# Reproductiestrategie van de Wespendif *Pernis apivorus* in Noord-Nederland

## Willem van Manen

Oosterbroekstraat 45  
9402 RB Assen

*Aantalsverloop en broedsucces van een populatie Wespendifen in Midden-Drenthe werden onderzocht in 1992-98. Het bleek dat jaarlijks de helft van de aanwezige paren niet tot broeden kwam. Op grond van patronen in de bezetting van nesten, het aantal uitgevlogen jongen per paar en literatuurgegevens over sterfte en overleving wordt aannemelijk gemaakt dat Wespendifen pas op relatief hoge leeftijd voor het eerst tot broeden komen. Vermoedelijk duurt het enkele jaren tot de paarband voldoende is gegroeid om succesvol jongen groot te kunnen brengen.*

In 1979 vond ik mijn eerste wespendifnest en vanaf dat moment heeft de soort mij niet meer losgelaten. Sinds 1983 volg ik hun verrichtingen in juli en augustus vanuit boomtoppen. Door een verschil in gedrag tussen paren met en zonder jongen bleek het mogelijk om, zonder alle nesten te vinden, het broedsucces van de populatie te bepalen. Al snel bleek dat een groot deel van de paren geen jongen grootbracht. Dit artikel gaat in op de vraag hoe dat komt.

## Gebied en werkwijze

Sinds 1994 onderzoek ik een populatie in een vast studiegebied in Midden-Drenthe. Dit omvat de Boswachterijen Anloo, Gieten, Borger, Hooghalen, Grolloo en Schoonloo. In totaal gaat het om c. 6000 ha bos, voornamelijk omgeven door agrarisch cultuurland. Boswachterijen Gieten en Borger grenzen aan elkaar, wat ook geldt voor de Boswachterijen Hooghalen, Grolloo en Schoonloo. In 1992-93 onderzocht ik hetzelfde gebied exclusief Boswachterij Anloo (300 ha bos). Vóór 1992 werden alleen Boswachterij Hooghalen (vanaf 1983) en Boswachterijen Grolloo en Schoonloo (vanaf 1991) bekeken. Gegevens uit deze gebieden heb ik gebruikt bij het bepalen van aaneengesloten periodes waarin actief werd gebroed binnen een territorium.

Afgezien van enkele plukken oudere stuifzandbebossing is het merendeel van het bos aangeplant op heide in de periode 1930-50. De bodem is overwegend vlak en podzolgronden overheersen. De meest voorkomende boomsoorten zijn Japanse Lariks *Larix leptolepus*,

Fijnspar *Picea abies* en Douglas *Pseudotsuga menziesii*. Een kleiner deel van de oppervlakte wordt ingenomen door Sitkaspar *Picea sitchensis*, Grove Den *Pinus sylvestris*, Zomereik *Quercus robur* en Beuk *Fagus sylvatica*. Verspreid in de boswachterijen liggen vennen en heidevelden, die samen ongeveer 10% van de oppervlakte uitmaken.

Het aantal paren binnen het onderzoeksgebied werd vastgesteld door een combinatie van nesten zoeken en het onderscheiden van paren op basis van gedrag en individuele kenmerken. Uit voorgaande jaren bekende wespendifnesten werden in juni gecontroleerd op bezetting. Wanneer een oud nest niet bezet was, zocht ik in de directe omgeving naar een nieuw nest. In juli en augustus werd op dagen met goede waarneemomstandigheden (geen regen, mist of harde wind) in een boomtop gepost. Daarbij zocht ik geregeld met een 10x40-verrekijker de horizon af naar Wespendifen. De lucht op grotere hoogte werd doorgaans met het blote oog gescand. Van ieder exemplaar werden zoveel mogelijk gegevens genoteerd over ruistadium, kleeckenmerken, vlieggedrag en prooivervoer.

Wespendifen die jongen verzorgen, moeten hard werken. In de vroege ochtend wordt waarschijnlijk in de omgeving van het nest gefoerageerd en komen de ouders nauwelijks boven het bos uit. Zodra echter de lucht opwarmt, spelen voedselvluchten zich vaker boven het bos af. Daarbij cirkelt een vogel naar grote hoogte om zich in een lange glijvlucht van foerageerplaats naar nest of vice versa te verplaatsen. Paren die geen jongen hebben, zijn op mooie dagen veel in de lucht, maar voeren weinig

doelgerichte vluchten uit. Door opcircelende en afglijdende vogels te volgen, is een nest met jongen te vinden. Heeft een vogel prooi in de poten, dan zijn er met zekerheid jongen. Een kleine raat wordt echter tegen de staart gedragen, steekt niet uit en is slechts tot enkele honderden meters afstand zichtbaar. Bij de meeste opcircelende en afglijdende vogels is niet te zien of de vogel prooi draagt. Herhaling van de vlucht is dan een aanwijzing voor een nest met jongen. Wat later in de jongenperiode (half juli) bedraagt het interval tussen twee voedselvluchten na 9u00 vaak niet meer dan twee uur. Door drie uur op dezelfde plek te wachten, kan met vrij grote zekerheid worden gezegd of er een paar met jongen in de buurt zit, of dat er meer tijd moet worden besteed aan 'verdachte' vogels. In het laatste geval zijn er hooguit nog twee extra uren nodig om uitsluitel te krijgen. Hoewel vogels over een afstand van twee kilometer kunnen worden ontdekt, ga ik er van uit dat ik binnen een afstand van 1,5 km het gros van de Wespdierven opmerk. De gebruikte observatiebomen staan daarom 2-3 km uiteen. Voedselvluchten boven het bos varieerden in lengte tussen 500 en 5200 m (gemiddeld 2342 m, sd=1241, N=44). Hierdoor was het mogelijk om hetzelfde paar vanuit diverse boomtoppen op te merken, wat de detectiekans van nesten vergroot. In geval van voedselvluchten is net zo lang gezocht tot het nest was gevonden (zie verder Bijlsma 1991, van Manen 1992).

In mijn vaste studiegebied voerde ik twee inventarisatieronden per seizoen uit: één in de vroege (begin juli) en één in de late jongenfase (begin augustus). Alle actieve nesten werden zo mogelijk eenmaal in de eifase en diverse malen in de jongenfase tot na het uitvliegen, gecontroleerd. Jongen werden gewogen, gemeten en geringd. Met behulp van de vleugellengte werd de leeftijd van de jongen bepaald en het legbegin teruggerekend (Bijlsma 1997). Voor het beantwoorden van enkele vragen heb ik mijn totale nestgegevens over de periode 1979-98

aangewend. Het gaat om 135 nesten, waarvan 116 in de provincie Drenthe, 13 op de Veluwe, 3 in Friesland, 2 in Overijssel en 1 in Groningen. Voor herkenning van individuen van jaar op jaar werden in de nestomgeving geruide vliegveren gezocht. Identificatie op basis van zichtwaarnemingen geschiedde alleen bij vogels met een zeldzame tekening of kleur van het verenkleed.

De voedselsituatie werd gekwantificeerd door de diameter van de minimaal voor de helft intacte wespennraten op de nesten te meten en de overige prooien te determineren. Omdat de wespenvolken in de loop van juli en augustus groter worden en navenant grotere raten produceren, is de raatgrootte gecorrigeerd voor de verzameldatum met behulp van de volgende formule:  $\text{verwachte raatgrootte} = \text{dagnummer} \times 0,4056 + 62,46 \text{ mm}$ , waarbij 1 juli = dag 1. Door de verwachte grootte af te trekken van de waargenomen grootte ontstaat een verschil dat fungeert als index. Een indexwaarde van -6,7 betekent dus dat de raat 6,7 mm kleiner is dan het gemiddelde op die datum.

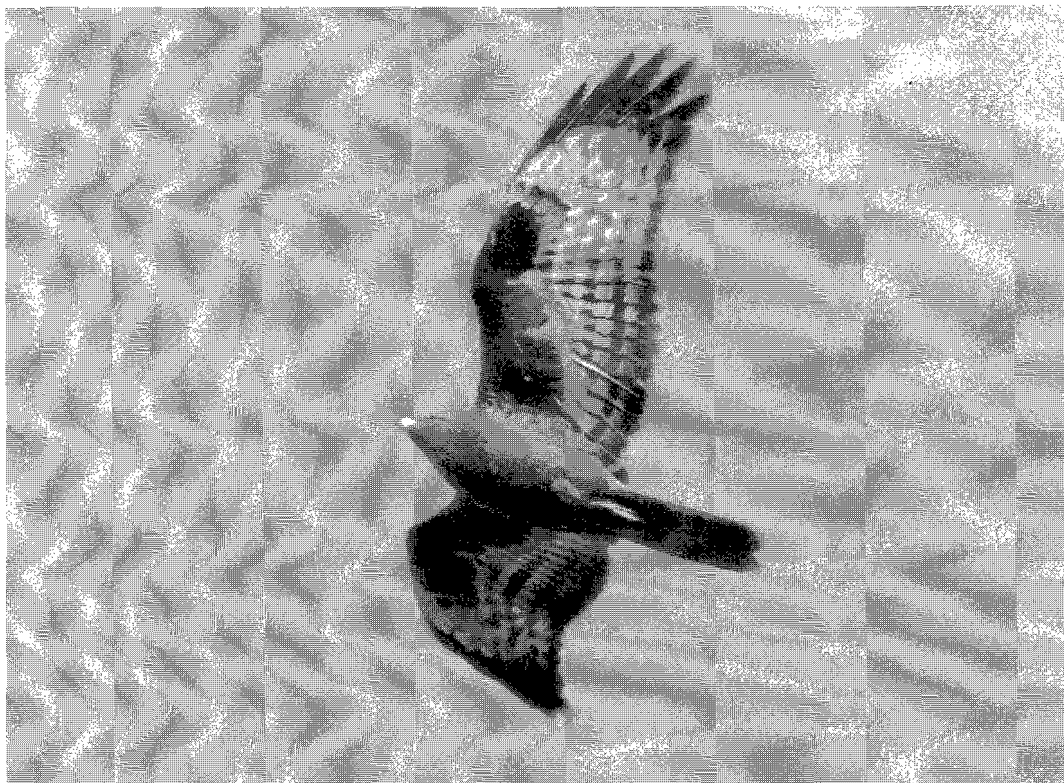
## Resultaten

*Frequentie van broedpogingen* In het vaste studiegebied waren jaarlijks 10-12 paren aanwezig. Hiervan ging minimaal 43% (N=80 paarjaren) over tot eileg. De kans is klein dat succesvolle paren in dit onderzoek zijn gemist. Doordat de inventarisatie plaatsvond in de jongentijd is het echter denkbaar dat nesten die in de ei- of vroege jongenfase overstuurd gingen, onopgemerkt zijn gebleven. Vergelijking van het broedsucces in het vaste studiegebied met dat van nesten die ik in de vroege eifase vond, maakt aannemelijk dat inderdaad enkele broedgevallen zijn gemist (c. 10%; tabel 1). Het aandeel paren dat daadwerkelijk tot eileg moet zijn overgegaan komt daardoor rond 47% te liggen.

Broedpogingen waren in de Drentse territoria weinig regelmatig over de jaren verdeeld. Vaak werd in een bezet territorium jarenlang geen

**Tabel 1.** Nestsucces van nesten met eieren in het vaste studiegebied vergeleken met het succes van nesten die in de vroege eifase werden gevonden in de noordelijke helft van Nederland. *Nest success of nests in which eggs were layed in the control area compared to nest success in nests found in the early egg stage in the northern part of The Netherlands.*

	Vaste studiegebied Control plot	Vroege eifase Early egg stage
Aantal Number	34	45
Met jongen Surviving to young stage	33	39
% met jongen with nestlings	97	57



Wespendief juv. Falsterbo, Zweden (R. Schols) *Honey Buzzard* *Pernis apivorus*.

nest gevonden en werd daarna in een reeks van jaren jongen grootgebracht. In de periode 1992-98 waren in de Boswachterij Borger bijvoorbeeld jaarlijks drie paren aanwezig. In 1992-94 werden geen nesten gevonden waarin eieren waren gelegd. In 1995 en 1996 broedden plotseling alle drie de paren en in 1997 en 1998 twee van de drie. De duur van aaneengesloten periodes waarin actief werd gebroed in hetzelfde territorium bedroeg in de langdurig onderzochte gebieden 3x 1, 2x 2, 2x  $\geq 4$ , 1x 5, 1x  $\geq 5$ , 1x 6 en 2x 8 jaar. Dit levert een gemiddelde op van minimaal vier jaar.

In een klein deel van de territoria vond ik een nest waarin geen eileg plaatsvond. Van 15 zulke nesten werden er 12 pas in juli gebouwd (te zien aan niet verdord nestmateriaal). Vanwege de late bouw was het zeer waarschijnlijk niet de bedoeling om nog eieren in deze nesten te leggen. Tien territoria met een juli-nest controleerde ik het daaropvolgende jaar en in acht gevallen werden er eieren gelegd, waarvan in zes gevallen in het verder uitgebouwde juli-nest van het voorafgaande jaar. Dit suggereert dat niet-broedende paren aan nestbouw doen in het jaar dat

voorafgaat aan het jaar waarin ze werkelijk gaan broeden.

*Territorium- en partnertrouw* Individueel herkenbare vrouwtjes (op basis van vergelijking van geruide vliegveren) broedden 3x 3, 1x 4 en 1x  $\geq 4$  jaar achtereenvolgend in hetzelfde territorium. Dit moet worden beschouwd als minimumduur, omdat ik niet bij ieder nest voldoende veren vond om te vergelijken. Voor mannetjes weet ik van drie individueel herkenbare vogels dat ze tot in 1998 vijf, zeven en acht jaar broedden met alleen in het laatste geval een onderbreking van twee jaar.

Twee maal stelde ik vast dat een mannetje een nieuwe partner kreeg. In één van deze gevallen werd het eerste vrouwtje door een Havik *Accipiter gentilis* geslagen en broedde het mannetje twee jaar later met een ander vrouwtje op hetzelfde nest. Het tweede geval betrof een mannetje, dat na drie jaar te hebben gebroed met hetzelfde vrouwtje in het volgende jaar met een ander vrouwtje jongen grootbracht. Tot dusver zijn bij broedende vrouwtjes geen verhuizingen naar buurterritoria vastgesteld.

*Leeftijd van broedende en overzomerende Wespendienven* In het veld kan alleen onderscheid worden gemaakt tussen vogels in hun tweede kalenderjaar en oudere vogels (Forsman 1999). Tussen Drentse broedvogels trof ik geen exemplaren in hun tweede kalenderjaar aan. Ook onder de territoriale paren heb ik niet met zekerheid vogels in onvolwassen kleed kunnen determineren. Enkele twijfelgevallen kunnen betrekking hebben op volwassen vrouwtjes, die soms een aantal juveniele kenmerken behouden (Forsman 1999). Het is dus aannemelijk dat de vogels uit mijn studiegebied hun eerste zomer in Afrika doorbrengen.

*Broedresultaten* In het vaste studiegebied kwamen bij 41% van de daadwerkelijke broedpogingen de eieren uit en slaagde 34% van de betreffende paren erin om gemiddeld 1,63 jongen groot te brengen. Per aanwezig paar werden gemiddeld 0,55 jongen grootgebracht. Het aantal paren varieerde weinig binnen de onderzoeksperiode (tabel 2). Het aantal nesten waarin eieren werd gelegd varieerde ruwweg met een factor twee, het aantal paren dat jongen grootbracht met een factor drie en het aantal uitgevlogen jongen per paar met een factor vier. Hoe verder gevorderd in de broedperiode, hoe duidelijker zich dus verschillen tussen jaren aftekenden.

Het jaarlijks aantal uitgevlogen jongen per paar vertoonde een positieve trend met de grootte van de op de nesten gevonden raten (correlatiecoëfficiënt  $R^2=0.647$ ,  $N=7$ ,  $P=0,1$ ). De reproductie van Wespendienven lijkt daarmee samen te hangen met de ontwikkeling van wespenvolken. Een correlatie met de raatindex ont-

brak voor het aandeel van de populatie dat tot eileg overging. Dit duidt er op dat Wespendienven in hun keuze om al dan niet tot broeden over te gaan niet anticiperen op de voedselrijkdom later in de broedperiode.

## Discussie

In het vaste studiegebied ondernam slechts 47% van de aanwezige wespendienfparen een serieuze broedpoging. Daarbij werd vaak jarenlang achtereen op dezelfde plek gebroed, terwijl in andere territoria jarenlang geen broedpoging werd ondernomen. Waarschijnlijk zijn de vogels bijzonder territorium- en partnertrouw, iets wat ook Bijlsma (1993) op de ZW-Veluwe vond. Holstein (1944) vermoedt zelfs dat paren voor het leven bij elkaar blijven.

Bij andere langlevende vogelsoorten is vastgesteld dat volgend op de eerste broedpoging doorgaans in weinig jaren niet wordt gebroed (Newton 1989). Dit gebeurt dan vooral in jaren met voedselschaarste (bleek niet uit dit onderzoek) of na een partnerwisseling (conform mijn gegevens). Hierdoor is het aannemelijk dat het grootste deel van het contingent niet-broeders bestaat uit relatief jonge vogels die niet eerder een broedpoging ondernamen.

Hoe lang deze vogels hun eerste broedpoging uitstellen is moeilijk te bepalen. Gezien het feit dat Wespendienven lang leven (maximaal 28 jaar in Zweden; Tjernberg & Rytman 1994), is er geen noodzaak vroeg met broeden te beginnen. Overlevingscijfers voor Zweedse Wespendienven (zonder sterfte door afschot,  $N=53$ ) be-

**Tabel 2.** Aantallen paren, broedresultaten en grootte-index van op de nesten gevonden wespennraten in het Drentse onderzoeksgebied. De gebiedsuitbreiding in 1994 leverde jaarlijks één paar extra op. *Numbers and breeding results of Honey Buzzards, and the size index of wasp combs found on Honey Buzzard nests in the study area in Drenthe. In 1994 the size of the area was increased, adding one pair per year.*

Jaar Year	Aantal paren Number of pairs	Nesten met eieren Nests with eggs	Succesvolle broedgevallen Successful breeding attempts	Jongen/paar Young/pair	Raatindex (N) Comb index (N)
1992	12	5	4	0,58	-6,7 (20)
1993	11	4	4	0,73	19,2 (33)
1994	12	3	3	0,33	7,8 (41)
1995	12	6	6	0,83	6,0 (132)
1996	12	7	4	0,50	-6,4 (157)
1997	10	4	2	0,20	-18,4 (83)
1998	11	5	4	0,64	9,3 (166)
Totaal Total	80	34	27	0,55	1,0 (632)

droegen in het eerste jaar 58%, in het tweede jaar 85% en in de jaren die volgen 92% (Tjernberg & Rytman 1994): Wanneer ik deze cijfers toepas op de Drentse populatie, die in de onderzoeksperiode stabiel was en gemiddeld 0,55 jongen per paar grootbracht, zouden Wespendieven gemiddeld 7,7 jaar oud zijn op het moment dat voor het eerst wordt gebroed (zie bijlage 1 voor berekeningswijze). Indien Wespendieven niet jaarlijks broeden, iets waarvoor inderdaad aanwijzingen bestaan (zie boven), zou de leeftijd waarop voor het eerst tot broeden wordt overgegaan 1-3 jaar eerder kunnen vallen. Daarnaast veronderstelt de berekening een gesloten populatie. Ook als meer in het gebied geboren jongen elders zouden gaan broeden dan er vogels van buiten zich hier vestigen, kan de leeftijd waarop met broeden wordt begonnen enkele jaren lager komen te liggen.

Waarom stellen Wespendieven hun eerste broedpoging zo lang uit? Het ligt niet aan de beschikbaarheid van ruimte, omdat de meeste overzomerende vogels er een territorium op na houden, dat bovendien sterk overlapt met dat van buurparen (Bijlsma 1991). Ook het wespinaanbod speelt geen rol, omdat er in rijke wespennijaren niet meer paren tot broeden overgingen dan in magere. Waarschijnlijk is de aanwezigheid van een geschikte partner cruciaal voor de voortplanting. Beide ouders bebroeden de twee eieren en verzorgen de jongen, wat een goede coördinatie vergt binnen het krappe venster van de broedcyclus (eind mei tot eind augustus). De tijd tussen aankomst in het broedgebied en het leggen van het eerste ei bedraagt maar 10-12 dagen (Holstein 1944), zodat de partners in die periode nauwelijks tijd hebben om aan elkaar te wennen. De wegtrek naar het overwinteringsgebied gebeurt onafhankelijk van elkaar (Ziesemer 1997, Bijlsma 1998), waardoor het niet aannemelijk is dat de partners samen overwinteren. Hierdoor is een paarband die enkele jaren moet groeien een voor de hand liggende strategie (Rees *et al.* 1996). Wespendieven die de lange weg van Afrika naar broedgebied afleggen zonder te gaan broeden, investeren daarmee dus in de toekomst.

## Dankwoord

Rob Bijlsma en Hans Schekkerman worden bedankt voor hun waardevolle aanvullingen en voor hulp bij het berekenen van de rekruteringsleeftijd.

## Literatuur

- Bijlsma R. G. 1991. Terreingebruik door Wespendieven *Pernis apivorus*. Drentse Vogels 4: 27-32.  
 ——— 1993. Ecologische Atlas van de Nederlandse Roofvogels. Schuyt en Co., Haarlem.  
 ——— 1997. Handleiding veldonderzoek Roofvogels. KNNV Uitgeverij, Utrecht.  
 Forsman D. 1999. The Raptors of Europe and the Middle East: A handbook of Field Identification. T & A.D. Poyser, London.  
 Holstein V. 1944. Hivpesevaagen *Pernis apivorus apivorus* (L.). Hirschsprungs Forlag, Kopenhagen.  
 van Manen W. 1992. Het verzamelen en clusteren van wespendifwaarnemingen *Pernis apivorus*. Drentse Vogels 5: 12-23.  
 Newton I. 1989. Lifetime Reproduction in Birds. Academic Press, London.  
 Rees E. C., Liewesley P., Pettifor R. A. & Perrins C. 1996. Mate fidelity in Swans: an interspecific comparison. In J. M. Black (ed.), Partnerships in

## Bijlage 1

Berekening van de rekruteringsleeftijd.

In een stabiele populatie zonder immi- of emigratie compenseert de jaarlijkse productie van jonge vogels die overleven tot het moment waarop ze voor het eerst tot broeden komen (de rekruteringsleeftijd R) gemiddeld precies de jaarlijkse sterfte onder de broedvogels:

$$0,5 \times B \times S_{no} = (1 - S_b)$$

Hierin is B het aantal geproduceerde vliegvlugge jongen per broedpaar (en  $0,5 \times B$  het aantal per broedend individu),  $S_{no}$  de overleving van uitvliegen tot leeftijd R, en  $s_b$  de jaarlijkse overleving van de broedvogels. Omdat Wespendieven hun eerste zomer in Afrika blijven en pas na hun tweede jaar tot broeden kunnen komen, en aannemende dat de overleving van niet-broeders ouder dan twee jaar gelijk is aan die van de broedvogels, kan de overleving tussen uitvliegen en rekrutering worden geschreven als:

$$S_{no} = s_1 \times s_2 \times S_b(R^2)$$

waarin  $s_1$  en  $s_2$  de overleving in het eerste, respectievelijk tweede levensjaar. Onder de verdere aanname dat wanneer eenmaal wordt gebroed geen jaar meer wordt overgeslagen, kunnen deze twee formules worden gecombineerd en herschikt tot:

$$R = \log[(1 - S_b) / (0,5 \times B \times s_1 \times s_2)] / \log[S_b] + 2$$

Door in te vullen  $B=0,55$  (deze studie), en  $s_1=0,58$ ,  $s_2=0,85$  en  $S_b=0,917$  (Tjernberg & Rytman 1994) verkrijgt men  $R=7,7$  jaar. Het effect van het af en toe overslaan van broedjaren door eenmaal gerekruteerde broedvogels en van een netto-emigratie van jonge vogels uit de populatie, kan worden bekeken door de waarde van B aan te passen.

Birds: The study of Monogamy. Oxford University Press, Oxford.

Tjernberg M. & Rytman H. 1994. Bivråkens *Pernis apivorus* överlevnad och beståndsutveckling i Sverige. Ornis Svecica 4: 133-139.

Ziesemer F. 1997. Raumnutzung und Verhalten von Wespenbussarden (*Pernis apivorus*) während der Jungenaufzucht und zu Beginn des Wegzugs - ein telemetrische Untersuchung. Corax 17: 19-34.

### **Reproductive strategy of Honey Buzzards *Pernis apivorus* in the northern Netherlands**

Reproduction of Honey Buzzards was studied in a 6000 ha woodland area in the province of Drenthe in 1992-98. Breeding and non-breeding pairs were differentiated by means of behavioural clues. In the second part of the nestling stage Honey Buzzards with young in the nest made on average one flight above tree level between nest and foraging sites per two hours (mean length of flights 2342 m). Non-breeders made mainly undirected flights when seen above the canopy. By combining nest searches with checks from tree tops 2-3 km apart throughout the study area, the yearly proportion of breeders in the population was estimated at 47%.

In 12 territories of non-breeding pairs a nest was built in July, clearly too late to start laying. In eight out of ten such territories, the nest contained a clutch the following year, suggesting that many non-breeding pairs build a nest in the year prior to egg-laying.

Once pairs started breeding this was continued for 1-8 years, on average four years in the same territory. Moulded feathers and sightings of individually recognisable birds

indicated that mostly the same partners were involved over the years.

In 41% of the territorial pairs eggs hatched and 34% succeeded in fledging on average 1.63 young. Overall breeding success was 0.55 young per territorial pair. Yearly breeding performance varied twofold in the number of pairs starting a clutch, threefold in pairs that produced fledglings and fourfold in number of fledglings per pair. The number of fledglings per pair seemed related to the diameter of wasp combs found at nests ( $R^2 = 0.647$ ,  $N=7$ ,  $P=0.1$ ), but the proportion of pairs laying eggs was not. Thus, Honey Buzzards seem unable to predict food availability at the start of the breeding season. Based on Swedish survival data (Tjernberg & Rytman 1994) and the observed breeding output, and assuming a stable and closed population, the age at first breeding for Honey Buzzards in Drenthe is estimated at 7.7 years. If breeding in later life is intermittent or net emigration of young occurs, breeding may start 1-3 years earlier. In Honey Buzzards the breeding window is narrow (late May - late August) and both partners participate in incubation and feeding nestlings. Successful breeding may require close cooperation between the sexes, only to be achieved after several years of fine-tuning behaviour.